Caldasia 23(1): 119-133

ESTUDIOS MICROMORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS EN EL GÉNERO NEOTROPICAL *AXONOPUS* (POACEAE: PANICEAE). I. EPIDERMIS FOLIAR

Diego Giraldo-Cañas
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. giraldoc@ciencias.unal.edu.co

RESUMEN

Se estudiaron, mediante el uso de microscopía electrónica de barrido (MEB), las características micromorfológicas y anatómicas de la epidermis foliar del género *Axonopus* P. Beauv. Se examinaron especímenes de 40 especies, representantes de todas las categorías infragenéricas propuestas para el género. Se investigó la presencia y el tipo de micropelos bicelulares, de macropelos unicelulares, de cuerpos de sílice, de aguijones y ganchos, la forma de las células epidérmicas y de los aparatos estomáticos. Los micropelos bicelulares son del tipo panicoide; los macropelos son unicelulares y de base tuberculada; se encontraron 4 tipos de cuerpos de sílice y tres tipos de células subsidiarias. De acuerdo a sus características epidérmicas, *Axonopus* presenta un dermotipo panicoide. Sin embargo, la epidermis foliar no es útil en el reconocimiento de las categorías infragenéricas del género. De acuerdo a las características epidérmicas foliares, al parecer no hay una clara delimitación de las secciones y series del género *Axonopus*.

Palabras clave. Anatomía de gramíneas, *Axonopus*, epidermis foliar, Paniceae, Poaceae.

ABSTRACT

Micromorphological and anatomical features of the leaf epidermis were investigated in the genus *Axonopus* P. Beauv. using scanning electron microscopy (SEM). Fourty species, which included representantive of all infrageneric categories of *Axonopus*, were studied. The presence and type of bicellular microhairs, unicellular macrohairs, silica bodies, prickles and hooks, and form of epidermic cells and stomata were investigated. The bicellular microhairs are of panicoid type; the macrohairs are unicellular with papillate bases; four types of silica bodies and 3 types of subsidiary cells were observed. *Axonopus* shows a panicoid dermotype. However, the leaf epidermis cannot be considered useful in infrageneric categories recognition within the genus *Axonopus*. It appears that there is no clearcut delimitation among the sections and series of the genus *Axonopus*, in terms of leaf epidermal features.

Key words. *Axonopus*, Grass anatomy, Leaf epidermis, Paniceae, Poaceae.

INTRODUCCIÓN

La anatomía foliar ha permitido establecer relaciones filogenéticas y la posición sistemática de muchos taxones dentro de la familia Poaceae (Metcalfe 1960, Esau 1965, Hsu 1965, Prat & Vignal 1968, Ellis 1976, 1979, 1987, Dávila & Clark 1990). Los estudios anatómi-

cos constituyen una poderosa herramienta en la delimitación de taxones y ayudan a resolver problemas taxonómicos de la familia y a estimar patrones fisiológicos de las especies.

Los caracteres micromorfológicos de las gramíneas tienen un gran valor sistemático en los rangos de subfamilias y especies (Metcalfe 1960, Ellis 1979, Snow 1996). Los estudios descriptivos de las características micromorfológicas de las gramíneas se han enfocado principalmente en la superficie de la lámina foliar (Türpe 1966, Prat & Vignal 1968, Ellis 1979, Palmer & Tucker 1981, 1983, Shaw & Smeins 1981, Sánchez 1984, Redmann 1985, Thompson & Estes 1986, Renvoize 1987, Dávila & Clark 1990, Zucol 1996, 1998, Aliscioni & Arriaga 1998), de las glumas (Giraldo-Cañas, 2000a, véase Snow 1996 para otras referencias), de las lemmas (Hsu 1965, Barkworth & Everet 1987, Snow 1996), de las lodículas (Hsu 1965, Jirásek & Jozífová 1968) y del antecio (Clark & Gould 1975, Rost & Simper 1975, Johnston & Watson 1981, Shaw & Seims 1979, 1981, Shaw & Webster 1983, Renvoize & Zuloaga 1984, Thomasson 1985, Zuloaga & Soderstrom 1985, Thompson & Estes 1986, Zuloaga 1985, 1987a, 1987b, Zuloaga et al. 1986, 1987, 1989, 1992, 1998, Barkworth & Everet 1987, Zuloaga & Sendulsky 1988, Soderstrom & Zuloaga 1989, Morrone & Zuloaga 1991, 1992, Morrone et al. 1993, 1996, 1998, Cialdella et al. 1995, Zuloaga & Morrone 1996, Cialdella & Arriaga 1998).

Anton (1986) en un estudio de la anatomía foliar en corte transversal, señaló la presencia de un alto grado de variación en los caracteres histofoliares en el género *Axonopus* P. Beauv., los cuales proveen suficiente información como para jerarquizar su valor discriminatorio, sea a nivel de grandes grupos, sea a nivel específico. Sin embargo, Anton (1986) no consideró dentro de su estudio las características micromorfológicas y anatómicas de la lámina foliar en vista topográfica. Este trabajo tiene como finalidad contribuir al conocimiento de la micromorfología y anatomía de la epidermis foliar del género neotropical *Axonopus* y así complementar la valiosa información de los caracteres anatómicos en corte transversal proporcionada por Anton (1986). También se pretende aportar caracteres que contribuyan al esclarecimiento de la taxonomía del género. El presente aporte es parte de la tesis doctoral del autor, presentada en la Universidad Nacional de La Plata (Buenos Aires, Argentina).

METODOLOGÍA

Las muestras de las láminas foliares se obtuvieron de material seco de herbario (véase el Anexo 1 para el material estudiado), realizando cortes a la altura del tercio medio de la penúltima lámina de la innovación fértil (Morrone & Zuloaga 1991), estudiándose 1 a 4 ejemplares por especie. Las muestras se sometieron a una limpieza previa a la metalización con xileno y ultrasonido por espacio de 15 minutos, esto con el fin de remover ceras e impurezas; luego se secaron a temperatura ambiente por espacio de 8 horas. Posteriormente, se metalizaron con una aleación de oro-paladio en un metalizador BAL-TEC, modelo SCD-050. Las observaciones se realizaron en un microscopio electrónico de barrido Zeiss DSM-940A, perteneciente al Instituto de Botánica Darwinion (Buenos Aires, Argentina).

La terminología de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales está basada en Font Quer (1993). Se sigue a Ellis (1979) para la terminología de las estructuras anatómicas, excepto en lo que tiene que ver con los microfitolitos, siguiéndose en este caso a Zucol (1996, 1998) y para referirse en forma conjunta a los aguijones y ganchos, se empleó el término *asperezas*, acuñado por Aliscioni & Arriaga (1998), puesto que la distinción entre estas dos estructuras es arbitraria (Snow 1996). Además, Metcalfe (1960) sugirió que los aguijones son homólogos con los ganchos. Para una mayor información micromorfológica y

anatómica véanse los excelentes trabajos de Metcalfe (1960), Esau (1965), Ellis (1976, 1979), Dahlgren & Clifford (1982), Cutler (1987) y Snow (1996). Este estudio está enfocado principalmente en la presencia o ausencia de caracteres y así, no se hizo hincapié en la medida de la variación cuantitativa de los caracteres, pues esta variación es debida principalmente a factores ambientales. Se estudiaron representantes de todas las categorías infragenéricas propuestas para el género (véase el Anexo 1). Para una mayor información acerca del género *Axonopus* véanse las contribucciones de Giraldo-Cañas (1998, 1999a, 1999b, 2000a, 2000b, 2000c).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Epidermis abaxial (Figs. 1-5)

Zonación. Las zonas costales e intercostales son distinguibles; zonas costales de 3-6 células de ancho; zonas intercostales de 6-10 (-13) células de ancho.

Células largas intercostales. Las células largas intercostales son rectangulares, más de (3-) 4 veces más largas que anchas, de paredes anticlinales longitudinales onduladas a marcadamente sinuosas (Figs. 1, 2a, 2d).

Células cortas intercostales. Éstas son cuadradas, de paredes levemente onduladas; distribuidas sucesivamente entre casi todas las células largas. Las células cortas intercostales sólo fueron observadas en *A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc.

Aparatos estomáticos. Los estomas son paracíticos, superficiales (Figs. 1, 2, 4e, 5f), de 27.10-57.14 µm de largo, 8.57-25.71 µm de ancho (los menores tamaños se encontraron en *A. capillaris* (Lam.) Chase, *A. chaseae* G. A. Black, *A. compressus*, *A. herzogii* (Hack.) Hitchc., *A. triglochinoides* (Mez) Dedecca, *A. zuloagae* Giraldo-Cañas, *A. fissifolius* (Raddi) Kuhlm. y *A. morronei* Giraldo-Cañas; mientras que los mayores tamaños se observaron en *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhlm., *A. scoparius*, *A. aureus* P. Beauv., *A. senescens* (Döll) Henr., *A. conduplicatus* G. A. Black, *A. piccae* Giraldo-Cañas, *A. schultesii* G. A. Black, *A. hitchcockii* G. A. Black y *A. leptostachyus*). Los estomas están dispuestos en 1-3 hileras longitudinales a ambos lados de las zonas costales, separados por 1-(2-3) células largas interestomáticas; raramente los estomas están separados por una célula larga interestomática y por un gancho como en el caso de *A. aureus*. Las células subsidiarias son triangulares [«low triangular» sensu Ellis (1979: 644)] en todas las especies estudiadas, excepto en *A. brasiliensis*, en la que las células subsidiarias son en forma de domo, correspondiendo al tipo 205 ilustrado por Ellis (1979: 645) (Fig. 2a) y en *A. triglochinoides*, cuyas células subsidiarias son paralelas, correspondiendo al tipo 207 de Ellis (1979: 645) (Fig. 2e). Células subsidiarias en forma de domo son reportadas para otras Paniceae: *Acroceras* Stapf (Zuloaga et al. 1987), *Brachiaria* Griseb. (Thompson & Estes 1986), *Echinochloa pyramidalis* (Lam.) Hitchc. & Chase (Palmer & Tucker 1981), *Eriochloa* Kunth (Shaw & Smeins 1981), *Panicum validum* Mez (Zuloaga et al. 1989), *Panicum aquarum* Zuloaga & Morrone (Zuloaga & Morrone 1991), *Paspalum* grupos *Dissecta* (Morrone et al. 1996) y *Quadrifaria* (Aliscioni & Arriaga 1998), *Steinchisma* Raf. (Zuloaga et al. 1998). Según Ellis (1979), las células subsidiarias triangulares son del tipo panicoide. Por su parte, Renvoize (1987) citó células subsidiarias triangulares y en forma de domo para la tribu Paniceae, tanto para representantes C3 como C4. Ahora bien, células subsidiarias paralelas no han sido citadas para ninguna Paniceae según la amplia bibliografía consultada. Sólo se observaron estomas protegidos por aguijones en *A. anceps* (Mez) Hitchc. (tanto en la cara abaxial como en la adaxial); mientras que en las demás especies estudiadas, los estomas no están protegidos por estructura alguna. Los estomas protegidos por alguna estructura (papilas, aguijones, ganchos, tricomas) son adaptaciones a condiciones xéricas (Ellis 1979, Redmann 1985) y es cu-

rioso que sólo se hayan observado estomas protegidos en una sola especie de *Axonopus*, pues muchos de sus representantes crecen en condiciones xéricas. Por otra parte, como se mencionó anteriormente, los estomas son superficiales en todas las especies a pesar de que varias de ellas crecen en hábitats sometidos a estrés hídrico, con lo que se esperaría que hubiese estomas «hundidos» (véase Cutler, 1987).

Papilas. No observadas.

Asperezas (aguijones y ganchos). Las asperezas están presentes en las zonas marginales (en todas las especies estudiadas), en las zonas costales (en *A. anceps, A. flabelliformis* Swallen, *A. pennellii* G. A. Black) y a veces en las zonas intercostales (en *A. anceps, A. chaseae, A. flabelliformis*); por lo regular, moderadamente abundantes, ocasionalmente muy abundantes en *A. anceps* y *A. flabelliformis* (Figs. 1a, 2c, 3, 4a, 4c, 4d). Las asperezas son unicelulares y poseen paredes gruesas que pueden ser silicificadas.

Micropelos. Los micropelos son bicelulares, fusiformes, escasos a muy escasos, con la célula distal decidua (Figs. 2a, 3c, 5b, 5f) (sólo se observó un micropelo completo de 62.86 µm de largo en una muestra de *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase); la célula basal es de 8-32.14 µm de largo (los mayores valores se registraron en *A. senescens*, *A. scoparius*, *A. chaseae* y *A. chrysoblepharis*; mientras que los menores se observaron en *A. leptostachyus, A. piccae* y *A. zuloagae*), de paredes paralelas y engrosadas; célula distal colapsada, de paredes delgadas y ápice ligeramente agudo. Metcalfe (1960) reporta como condición usual la célula distal decidua. A pesar de haber observado sólo un micropelo completo, se puede decir que éstos corresponden al tipo panicoide, donde la célula basal es más corta que la distal (Ellis 1979, Shaw & Smeins 1981, Thompson & Estes 1986, Snow 1996). Esta naturaleza decidua de la célula distal restringe el uso taxonómico de los micropelos en *Axonopus*, pues en otros grupos de gramíneas, la forma de la célula distal constituye una valiosa característica taxonómica (Ellis 1979, Sánchez 1984, Snow 1996).

Macropelos. Los macropelos pueden estar presentes o ausentes, cuando presentes unicelulares, simples (no glandulares), escasos a numerosos (estas dos condiciones de abundancia se pueden dar en ejemplares de una misma especie), marginales o en toda la lámina (Fig. 1a, 1e), de 200-1200 µm de largo, de paredes engrosadas, asociados en su base con células epidérmicas sobreelevadas con respecto al resto de la epidermis (= pelos de base tuberculada o papilosa, sensu Rúgolo de Agrasar 1974 y Snow 1996) (Figs. 3d, 3e, 3f, 4).

Cuerpos de sílice costales. Éstos están dispuestos en 1-3 (-6) filas, presentando formas variables (Figs. 2c, 3c, 4a, 5), observándose 4 tipos: 1. Halteriformes de centro corto y final convexo (presentes en todas las especies estudiadas), 2. Halteriformes de centro largo y final convexo (sólo observados en *A. flabelliformis*), 3. Halteriformes complejos y regulares (sólo observados en *A. schultesii*) y 4. Circulares a redondeados (sólo observados en una mínima cantidad en *A. aureus, A. purpusii* (Mez) Chase y *A. schultesii*). Los tres primeros tipos corresponden a la clase Panicoide, mientras que el cuarto tipo (circulares a redondeados) corresponde a la clase Pooide (Zucol 1996). Zucol (1998) encontró, para algunas especies de *Panicum*, una alta frecuencia de los cuerpos de sílice de la clase Panicoide y una baja frecuencia de los de la clase Pooide, lo que concuerda con las observaciones aquí presentadas. Por su parte, Thomasson (1987) y Piperno & Pearsall (1998) encontraron al cuarto tipo como característico de la la subfamilia Pooideae, mientras que Dahlgren & Clifford (1982), Thomasson (1987) y Piperno & Pearsall (1998) consideran a los halteriformes como característicos de la subfamilia Panicoideae. No obstante, Piperno & Pearsall (1998) también encontraron, en bajas proporciones, cuerpos de sílice circulares a redondeados en varias especies de la subfamilia Panicoideae.

Cuerpos de sílice intercostales. Los cuerpos de sílice intercostales son muy escasos y están organizados en una fila, correspondientes al tipo halteriforme de centro corto y final convexo (sólo observados en *A. leptostachyus* y *A. schultesii*). Los cuerpos de sílice alternando con células suberosas cortas. Las células suberosas son generalmente cuadrangulares (levemente irregulares) a ocasionalmente rectangulares y más cortas que los cuerpos de sílice.

Epidermis adaxial (Figs. 1-5)

Zonación. Las zonas costales e intercostales son distinguibles, semejantes a las observadas en la cara abaxial.
Células largas intercostales. Similares a las de la cara abaxial.
Células cortas intercostales. No observadas.
Aparatos estomáticos. Los estomas son paracíticos, superficiales, de 20-62.86 µm de largo, 8.57-17.14 µm de ancho (los menores tamaños se encontraron en *A. capillaris*, *A. compressus*, *A. fissifolius*, *A. flabelliformis*, *A. herzogii*, *A. triglochinoides*, *A. chaseae*, *A. chrysoblepharis*, *A. leptostachyus*, *A. zuloagae* y *A. senescens*; mientras que los mayores tamaños se observaron en *A. aureus*, *A. brasiliensis*, *A. conduplicatus*, *A. hitchcockii*, *A. piccae*, *A. schultesii* y *A. centralis* Chase). Los estomas están dispuestos en 1-3 hileras longitudinales a ambos lados de las zonas costales, separados por 1-(2-3) células largas interestomáticas. Las células subsidiarias son triangulares, del tipo panicoide ["low triangular" sensu Ellis (1979)] en todas las especies observadas, excepto en *A. brasiliensis*, en la que las células subsidiarias son en forma de domo y en *A. triglochinoides*, cuyas células subsidiarias son paralelas. El número de aparatos estomáticos es más bajo en la cara adaxial, lo que se relaciona con el ambiente de las especies de *Axonopus*, el cual comprende hábitats abiertos y en ocasiones con déficit hídrico.
Papilas. No observadas.
Asperezas. Similares a las de la cara abaxial.
Micropelos. Los micropelos son bicelulares, fusiformes, escasos a muy escasos, con la célula distal decidua; célula basal de 5.71-18.57 µm de largo (los mayores valores se registraron en *A. chrysoblepharis, A. leptostachyus, A. brasiliensis* y *A. chaseae*; mientras que los menores se observaron en *A. centralis, A. scoparius* y *A. piccae*), de paredes paralelas y engrosadas.
Macropelos. Éstos pueden estar presentes o ausentes, cuando presentes unicelulares, simples (no glandulares), escasos a numerosos, marginales o en toda la lámina, de 220-1270 µm de largo, de paredes engrosadas, asociados en su base con células epidérmicas sobreelevadas con respecto al resto de la epidermis.
Cuerpos de sílice costales. Similares a los de la cara abaxial.
Cuerpos de sílice intercostales. No observados.

CONCLUSIONES

De acuerdo a sus características epidérmicas, *Axonopus* presenta un "dermotipo panicoide" (Zuloaga et al. 1989, Metcalf 1960, Shaw & Smeins 1981, Thompson & Estes 1986), el que se caracteriza por presentar cuerpos de sílice costales halteriformes, células largas rectangulares de paredes anticlinales onduladas y por la presencia de micropelos bicelulares del tipo panicoide. Sin embargo, sobre la base de las especies estudiadas no se pudieron establecer diferencias anatómicas entre las entidades infragenéricas propuestas para el género, toda vez que éstas son relativamente homogéneas pues presentan una serie de caracteres epidérmicos comunes a todas ellas, independientemente del grupo al que pertenezcan. Así pues, en términos de las características epidérmicas foliares, parece que no hay una clara delimitación de las secciones y series del género *Axonopus*. No obstante,

algunas especies presentaron caracteres únicos, como por ejemplo la forma de los estomas (*A. brasiliensis, A triglochinoides*), la forma de los cuerpos de sílice (*A. aureus*, *A. flabelliformis, A. purpusii* y *A. schultesii*) y la gran abundancia de aguijones y ganchos (asperezas) en *A. anceps* y *A. flabelliformis*.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Botánica Darwinion (Argentina) por las permanentes facilidades brindadas para el desarrollo del estudio del género *Axonopus*. A la Univ. Nac. de La Plata (Argentina) por toda la colaboración brindada durante mis estudios en dicha universidad. A F. Zuloaga y O. Morrone por su dirección de la tesis doctoral. A D. Rodríguez por su valiosa colaboración con el microscopio electrónico. A mi familia por su apoyo y estímulo constantes. A los curadores de los diferentes herbarios por las facilidades brindadas durante la visita a sus instalaciones (COL, COAH, HUA, JAUM, HPUJ, MEXU, MO, NY, SI y VEN) o por el envío de ejemplares. A O. Rangel por su valiosa colaboración. A los evaluadores del manuscrito por sus valiosos aportes. A P. Franco y a J. Betancur por darme la posiblidad de vincularme a la investigación botánica en Bogotá.

LITERATURA CITADA

Aliscioni, S. & M. Arriaga. 1998. Estudio histofoliar comparado de las especies de los grupos *Virgata* y *Quadrifaria* del género *Paspalum* L. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Candollea 53: 333-348.

Anton, A. 1986. Contribución al conocimiento de la anatomía foliar del género *Axonopus* (Poaceae). Darwiniana 27: 157-168.

Barkworth, M. & J. Everet. 1987. Evolution in the Stipeae: identification and relationships of its monophyletic taxa. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 251-264. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.

Cialdella, A. & M. Arriaga. 1998. Revisión de las especies sudamericanas del género *Piptochaetium* (Poaceae, Pooideae, Stipeae). Darwiniana 36: 107-157.

Cialdella, A., O. Morrone & F. Zuloaga. 1995. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), grupo *Bonplandiana*. Darwiniana 33: 67-95.

Clark, C. & F. Gould. 1975. Some epidermal characteristics of paleas of *Dichantelium, Panicum*, and *Echinochloa*. Amer. J. Bot. 62: 743-748.

Cutler, D. 1987. *Anatomía vegetal aplicada*. Librería Agropecuaria S. A., Buenos Aires.

Dahlgren, R. & H. Clifford. 1982. *The monocotyledons: a comparative study*. Academic Press, Londres.

Dávila, P. & L. Clark. 1990. Scanning electron microscopy survey of leaf epidermis of *Sorghastrum* (Poaceae: Andropogoneae). Amer. J. Bot. 77: 499-511.

Ellis, R. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf blade as viewed in transverse section. Bothalia 12: 65-109.

Ellis, R. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. Bothalia 12: 641-671.

Ellis, R. 1987. A review of comparative leaf blade anatomy in the systematics of Poaceae: the past twenty-five years. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 3-10. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.

Esau, K. 1965. *Plant anatomy*. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York.

Font Quer, P. 1993. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A., Barcelona.

Giraldo-Cañas, D. 1998. Nuevas especies de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Amazonia colombiana. Caldasia 20: 87-92.

GIRALDO-CAÑAS, D. 1999a. Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Guayana de Colombia y Venezuela. Caldasia 21: 132-140.

GIRALDO-CAÑAS, D. 1999b. Nuevas citas de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) para Colombia. Hickenia 3 (14): 47-50.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2000a. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 24 (91): 183-191.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2000b. Estudios sobre la variación estructural de las sinflorescencias del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. Darwiniana 38: 209-218.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2000c. Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Paniceae) de la Guayana venezolana e inventario del género para Venezuela. Caldasia 22: 237-243.

HSU, C. 1965. The classification of *Panicum* (Gramineae) and its allies, with special reference to the characters of lodicule, style-base and lemma. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo 9: 43-150.

JIRÁSEK, V. & M. JOZÍFIVÁ. 1968. Morphology of lodicules, their variability and importance in the taxonomy of the Poaceae family. Bol. Soc. Argentina Bot. 12: 324-349.

JOHNSTON, C. & L. WATSON. 1981. Germination flaps in grass lemmas. Phytomorphology 31: 78-85.

METCALFE, C. 1960. *Anatomy of monocotyledons. I. Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.

MORRONE, O. & F. ZULOAGA. 1991. Revisión del género *Streptostachys* (Poaceae-Panicoideae), su posición sistemática dentro de la tribu Paniceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 78: 359-376.

MORRONE, O. & F. ZULOAGA. 1992. Revisión de las especies sudamericanas de los géneros *Brachiaria* y *Urochloa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Darwiniana 31: 43-109.

MORRONE, O., T. FILGUEIRAS, F. ZULOAGA & J. DUBCOVSKY. 1993. Revision of *Anthaenantiopsis* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Syst. Bot. 18: 434-453.

MORRONE, O., A. VEGA & F. ZULOAGA. 1996. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), grupo *Dissecta* (s. str.). Candollea 51: 103-138.

MORRONE, O., F. ZULOAGA, M. ARRIAGA, R. POZNER & S. ALISCIONI. 1998. Revisión sistemática y análisis cladístico del género *Chaetium* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 5: 404-424.

PALMER, P. & A. TUCKER. 1981. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses, I. Smithsonian Contr. Bot. 49: 1-84.

PALMER, P. & A. TUCKER. 1983. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses, II. Smithsonian Contr. Bot. 53: 1-72.

PIPERNO, D. & D. PEARSALL. 1998. The silica bodies of Tropical American grasses: Morphology, taxonomy, and implications for Grass Systematics and fossil phytolith identification. Smithsonian Contr. Bot. 85: 1-40.

PRAT, H. & C. VIGNAL. 1968. Utilisation des particularités de l'épiderme pour l'identification et la recherche des affinités des graminées. Bol. Soc. Argentina Bot. 12: 155-166.

REDMANN, R. 1985. Adaptation of grasses to water stress - leaf rolling and stomate distribution. Ann. Missouri Bot. Gard. 72: 833-842.

RENVOIZE, S. 1987. A survey of leaf-blade anatomy in grasses XI. Paniceae. Kew Bull. 42: 739-768.

RENVOIZE, S. & F. ZULOAGA. 1984. The genus *Panicum* group *Lorea* (Gramineae). Kew Bull. 39: 185-202.

ROST, T. & D. SIMPER. 1975. The germination lid: A characteristic of the lemma in the Paniceae. Madroño 23: 68-72.

RÚGOLO DE AGRASAR, Z. 1974. Las especies del género *Digitaria* (Gramineae) de la Argentina. Darwiniana 19: 65-166.

SÁNCHEZ, E. 1984. Estudios anatómicos en el género *Munroa* (Poaceae, Chloridoideae, Eragrostideae). Darwiniana 25: 43-57.

SHAW, R. & F. SMEINS. 1979. Epidermal characteristics of the callus in *Eriochloa* (Poaceae). Amer. J. Bot. 66: 907-913.

SHAW, R. & F. SMEINS. 1981. Some anatomical and morphological characteristics of North American species of *Eriochloa* (Poaceae: Paniceae). Bot. Gazette 142: 534-544.

SHAW, R. & R. WEBSTER. 1983. Characteristics of the upper anthecia of *Ichnanthus* (Poaceae: Paniceae). Bot. Gazette 144: 363-370.

SNOW, N. 1996. The phylogenetic utility of lemmatal micromorphology in *Leptochloa* s.l. and related genera in subtribe Eleusininae (Poaceae, Chloridoideae, Eragrostideae). Ann. Missouri Bot. Gard. 83: 504-529.

SODERSTROM, T. & F. ZULOAGA. 1989. A revision of the genus *Olyra* and the new segregate genus *Parodiolyra* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). Smithsonian Contr. Bot. 69: 1-79.

THOMASSON, J. 1985. Miocene fossil grasses: possible adaptacion in reproductive bracts (lemma and palea). Ann. Missouri Bot. Gard. 72: 843-851.

THOMASSON, J. 1987. Fossil grasses: 1820-1986 and beyond. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 159-167. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.

THOMPSON, R. & J. ESTES. 1986. Anthecial and foliar micromorphology and foliar anatomy of *Brachiaria*. Amer. J. Bot. 73: 398-408.

TÜRPE, A. 1966. Histotaxonomía de las especies argentinas del género *Paspalum*. Lilloa 32: 1-272.

ZUCOL, A. 1996. Microfitolitos de las Poaceae argentinas: I. Microfitolitos foliares de algunas especies del género *Stipa* (Stipeae: Arundinoideae) de la provincia de Entre Ríos. Darwiniana 34: 151-172.

ZUCOL, A. 1998. Microfitolitos de las Poaceae argentinas: II. Microfitolitos foliares de algunas especies del género *Panicum* (Poaceae, Paniceae) de la provincia de Entre Ríos. Darwiniana 36: 29-50.

ZULOAGA, F. 1985. El género *Panicum* (L.) sección *Parviglumia*. Darwiniana 26: 353-369.

ZULOAGA, F. 1987a. Systematics of New World species of *Panicum* (Poaceae: Paniceae). En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 287-306. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.

ZULOAGA, F. 1987b. A revision of *Panicum* subgenus *Panicum* section *Rudgeana* (Poaceae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 463-478.

ZULOAGA, F. & O. MORRONE. 1991. *Panicum aquarum*, a new South American species of *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Novon 1: 185-190.

ZULOAGA, F. & O. MORRONE. 1996. Revisión de las especies americanas de *Panicum* sección *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 83: 200-280.

ZULOAGA, F. & T. SENDULSKY. 1988. A revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* section *Stolonifera* (Poaceae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 420-455.

ZULOAGA, F. & T. SODERSTROM. 1985. Classification of the outline species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). Smithsonian Contr. Bot. 59: 1-63.

ZULOAGA, F., R. ELLIS & O. MORRONE. 1992. A revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* section *Laxa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 79: 770-818.

ZULOAGA, F., O. MORRONE & J. DUBCOVSKY. 1989. Exomorphological, anatomical, and cytological studies in *Panicum validum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): Its syste-

matic position within the genus. Syst. Bot. 14: 220-230.

ZULOAGA, F., O. MORRONE & A. SÁENZ. 1987. Estudio exomorfológico e histofoliar de las especies americanas del género *Acroceras* (Poaceae: Paniceae). Darwiniana 28: 191-217.

ZULOAGA, F., O. MORRONE, A. VEGA & L. GIUSSANI. 1998. Revisión y análisis cladístico de *Steinchisma* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 85: 631-656.

ZULOAGA, F., A. SÁENZ & O. MORRONE. 1986. El género *Panicum* (Poaceae: Paniceae) sect. *Cordovensia*. Darwiniana 27: 403-429.

Anexo 1. Lista del material estudiado del género *Axonopus* (Poaceae: Paniceae), discriminado por secciones y series.

Sección *Axonopus*

1. Serie *Axonopus*. ***A. centralis* Chase**: BRASIL: *Maguire et al. 60040* (NY). COLOMBIA: *Curran 148* (MO). PANAMÁ: *Hitchcock 7928* (US). VENEZUELA: *Liesner & Holst 20149* (MO, SI). ***A. compressus* (Sw.) P. Beauv.**: BRASIL: *Black 57-20133* (R). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas 2639* (COL, HUA, SI). NICARAGUA: *Davidse et al. 30771* (MO, SI). VENEZUELA: *Zuloaga et al. 4344* (SI, VEN). ***A. fissifolius* (Raddi) Kuhlm.**: ARGENTINA: *Giraldo-Cañas & Biganzoli 2801* (SI). BRASIL: *Harley 16013* (CEPEC). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López 2597* (COAH, HUA, MO, SI). VENEZUELA: *Huber 6209* (SI, VEN). ***A. marginatus* (Trin.) Chase**: BOLIVIA: *Killeen 2229* (F, LPB, SI). BRASIL: *Irwin & Soderstrom 6989* (NY, SI), *Chase 8905* (MO), *Sacco 2363* (COL, R). ***A. morronei* Giraldo-Cañas**: COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López 2624* (COAH, COL, HUA, MO, SI), *2644* (COAH, COL). ***A. poiophyllus* Chase**: COLOMBIA: *Archer 1250* (US). GUATEMALA: *Cook & Doyle 58* (US). HONDURAS: *Standley 22799* (NY). NICARAGUA: *Davidse et al. 30793* (MO, SI). ***A. purpusii* (Mez) Chase**: BELIZE: *Davidse & Brant 32846* (MO, SI). BRASIL: *Hopkins et al. 548* (INPA, NY, SI). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López 2625* (COAH, HUA, MO, SI). VENEZUELA: *Burkart 17119* (SI).

2. Serie *Barbigeri* G. A. Black. ***A. anceps* (Mez) Hitchc.**: BRASIL: *Spruce 1259* (NY, US). COLOMBIA: *Lægaard & Mayorga 17500* (COAH, COL, SI). TRINIDAD: *Soderstrom et al. 1115* (NY). VENEZUELA: *Riina & Aguilar 106-A* (VEN). ***A. casiquiarensis* Davidse**: COLOMBIA: *Davidse 16825* (MO). VENEZUELA: *Davidse et al. 16856* (MO), *17049* (COL, SI), *Huber 1679* (SI, VEN). ***A. caulescens* (Mez) Henr.**: VENEZUELA: *Holst 3838* (MO), *Huber 9707* (MO), *12957* (SI), *Steyermark 89583* (NY). ***A. chimantensis* Davidse**: VENEZUELA: *Huber & Steyermark 6931* (SI, VEN), *7043* (MO, VEN), *Steyermark & Wurdack 463* (NY), *Steyermark et al. 128405* (MO). ***A. comans* (Trin.) Kuhlm.**: BRASIL: *Irwin et al. 8687* (NY), *10606* (MO, NY). PARAGUAY: *Rojas 3994* (BAA), *6390* (SI). ***A. conduplicatus* G. A. Black**: BRASIL: *Anderson et al. 35122* (COL), *Chase 9170* (MO), *Irwin et al. 23465* (NY), *Zuloaga & Morrone 4637* (SI). ***A. eminens* (Nees) G. A. Black**: BOLIVIA: *Quevedo & Centurión 451* (MO). BRASIL: *Noblick et al. 2595* (CEPEC), *Mori et al. 16638* (CEPEC). SURINAM: *van Donselaar 3569* (COL). ***A. equitans* Hitchc.**: BRASIL: *Eiten & Eiten 10528* (MO), *10634* (MO). TRINIDAD: *Soderstrom 1009* (NY). VENEZUELA: *Wurdack & Adderley 43382* (NY). ***A. hitchcockii* G. A. Black**: BRASIL:

Pires 3735 (NY). GUYANA: *Hitchcock 17114* (MO), *17264* (MO), *Smith 3398* (NY). ***A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc.**: ARGENTINA: *Fontana 204-5* (CTES, SI). BRASIL: *Black et al. 57-19455* (COL). COLOMBIA: *Hermann 10950* (COL, US). VENEZUELA: *Ramia 2469* (VEN). ***A. piccae* Giraldo-Cañas**: COLOMBIA: *Davidse & Miller 26620* (COL). VENEZUELA: *Davidse et al. 4955* (MO). ***A. pubivaginatus* Henr.**: BRASIL: *Black 50-8653* (COL), *Davidse et al. 17735* (MO), *Lima 53* (COL, R). GUA-YANA FRANCESA: *Hoock 1329* (MO). ***A. schultesii* G. A. Black**: COLOMBIA: *Arbe-láez & Sueroke 595* (COAH, HUA, U), *Giraldo-Cañas & López 2551* (COAH, COL, HUA, MO, NY, SI, VEN). VENEZUELA: *Aymard & Delgado 8107* (VEN), *Davidse et al. 17204* (COL, MO, SI). ***A. scoparius* (Flüggé) Kuhlm.**: BRASIL: *Heringer et al. 3002* (R). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas 2640* (COL, HUA, SI). COSTA RICA: *Davidse et al. 25588* (MEXU, MO). VENEZUELA: *Liesner 18516* (COL). ***A. siccus* (Nees) Kuhlm.**: ARGENTINA: *Giraldo-Cañas & Biganzoli 2803* (SI). BOLIVIA: *Steinbach 6976* (NY). BRASIL: *Zuloaga & Morrone 4570* (SI). PARAGUAY: *Hassler 11548* (G). ***A. steyermarkii* Swallen**: VENEZUELA: *Liesner 17607* (MO), *Steyermark 129590* (MO). ***A. suffultiformis* G. A. Black**: VENEZUELA: *Huber 4015* (VEN), *Steyermark & Bunting 103197* (COL, MO). ***A. surinamensis* (Steud.) Henr.**: GUAYANA FRANCESA: *Hook 245* (COL, VEN), *246* (COL), *248* (COL, MO). ***A. triglochinoides* (Mez) Dedecca**: COLOMBIA: *Davidse 16826* (COL). VENEZUELA: *Guanchez & Varadarajan 2574* (MO, VEN). ***A. villosus* Swallen**: VENEZUELA: *Huber & Izquierdo 12770* (SI, VEN), *Maguire et al. 30148* (NY). ***A. zuloagae* Giraldo-Cañas**: COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López 2588* (COAH), *Sastre & Reichel 4969* (COL, P).

3. Serie *Capillares* G. A. Black. ***A. capillaris* (Lam.) Chase**: BOLIVIA: *Hitchcock 22657* (R). BRASIL: *Swallen 4099* (R). COLOMBIA: *García-Barriga 4588* (COL, US). VENEZUELA: *Davidse & González 19915* (MO, VEN).

4. Serie *Fastigiati* G. A. Black. ***A. fastigiatus* (Nees) Kuhlm.**: BRASIL: *Irwin & Soderstrom 5792* (NY, SI), *Mexía 5880* (MO, R), *Aparecida da Silva et al. 1586* (SI), *Zuloaga & Morrone 4693* (SI).

5. Serie *Suffulti* G. A. Black. ***A. cuatrecasasii* G. A. Black**: BOLIVIA: *Killeen 1577* (F, LPB, SI), *Renvoize & Cope 3994* (MO). VENEZUELA: *Davidse et al. 20754* (MEXU), *Montes 1304-A* (MO, VEN). ***A. flabelliformis* Swallen**: BRASIL: *Krukoff 12443/187* (NY). COLOMBIA: *Philipson 2392* (COL). GUY-ANA: *Hitchcock 17275* (US). VENEZUELA: *Huber 10448* (NY, SI, VEN). ***A. magallanesiae* Giraldo-Cañas**: VENEZUELA: *Huber 12995* (COL, MO, MYF, SI, VEN). ***A. pennellii* G. A. Black**: COLOMBIA: *Saravia 2672* (COL), *Pennell 1539* (NY, US).

Sección *Cabrera* (Lag.) Chase. ***A. aureus* P. Beauv.**: BRASIL: *Plowman et al. 9151* (MO, NY), *Zuloaga et al. 4802* (IBGE, MO, SI). COLOMBIA: *Callejas & Marulanda 6888* (COAH, HUA, SI). MÉXICO: *Breedlove 22192* (MEXU). VENEZUELA: *Boom & Grillo 6374* (COL, MO, MYF, NY). ***A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase**: BRASIL: *Anderson 9342* (COL, NY). COLOMBIA: *Cuatrecasas 7649* (COL, US). GUATEMALA: *Harmon & Fuentes 1852* (MO). VENEZUELA: *Ramia 2930* (MO).

Sección *Lappagopsis* (Steud.) Chase. ***A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhlm.**: BOLIVIA: *Killeen & Grinwood 7725* (MEXU). BRASIL: *Calderón et al. 2575* (MO, US), *Zuloaga & Morrone 4664* (SI). PARAGUAY: *Morrone & Pensiero 548* (SI). ***A. chaseae* G. A. Black**: BRASIL: *Chase 11232* (MO, US), *Davidse et al. 12220-A* (MO), *Felfili et al. 8* (IBGE, SI). ***A. herzogii* (Hack.) Hitchc.**: BOLIVIA: *Daly et al. 2177* (MO, NY). BRASIL: *Cordeiro 905* (MO).

Sección *Senescentia* Giraldo-Cañas. ***A. senescens* (Döll) Henr.**: COLOMBIA: *Blydenstein & Saravia 1098* (COL). GUAYANA FRANCESA: *Hoock 259* (COL, MO), *Hoock 612* (NY), *Sagot 120* (P, R).

Recibido: marzo 8/2000
Aceptada: febrero 18/2001

Figura 1. Vistas generales de la lámina foliar de *Axonopus*. **a**. *A. anceps*, distribución de los macropelos y asperezas en la superficie adaxial (x 100) (*Lægaard & Mayorga 17500*, COL), **b**. *A. aureus*, superficie abaxial (x 500) (*Callejas & Marulanda 6888*, HUA), **c**. *A. centralis*, superficie adaxial (x 500) (*Curran 148*, MO), **d**. *A. leptostachyus*, superficie abaxial (x 300) (*Hermann 10950*, US), **e**. *A. morronei*, distribución de los macropelos en la superficie adaxial (x 50) (*Giraldo-Cañas & López 2624*, COAH), **f**. *A. piccae*, superficie abaxial (x 500) (*Davidse & Miller 26620*, MO). Nótense en b, c, d y f las células largas intercostales con paredes anticlinales longitudinales onduladas a marcadamente sinuosas y estomas paracíticos.

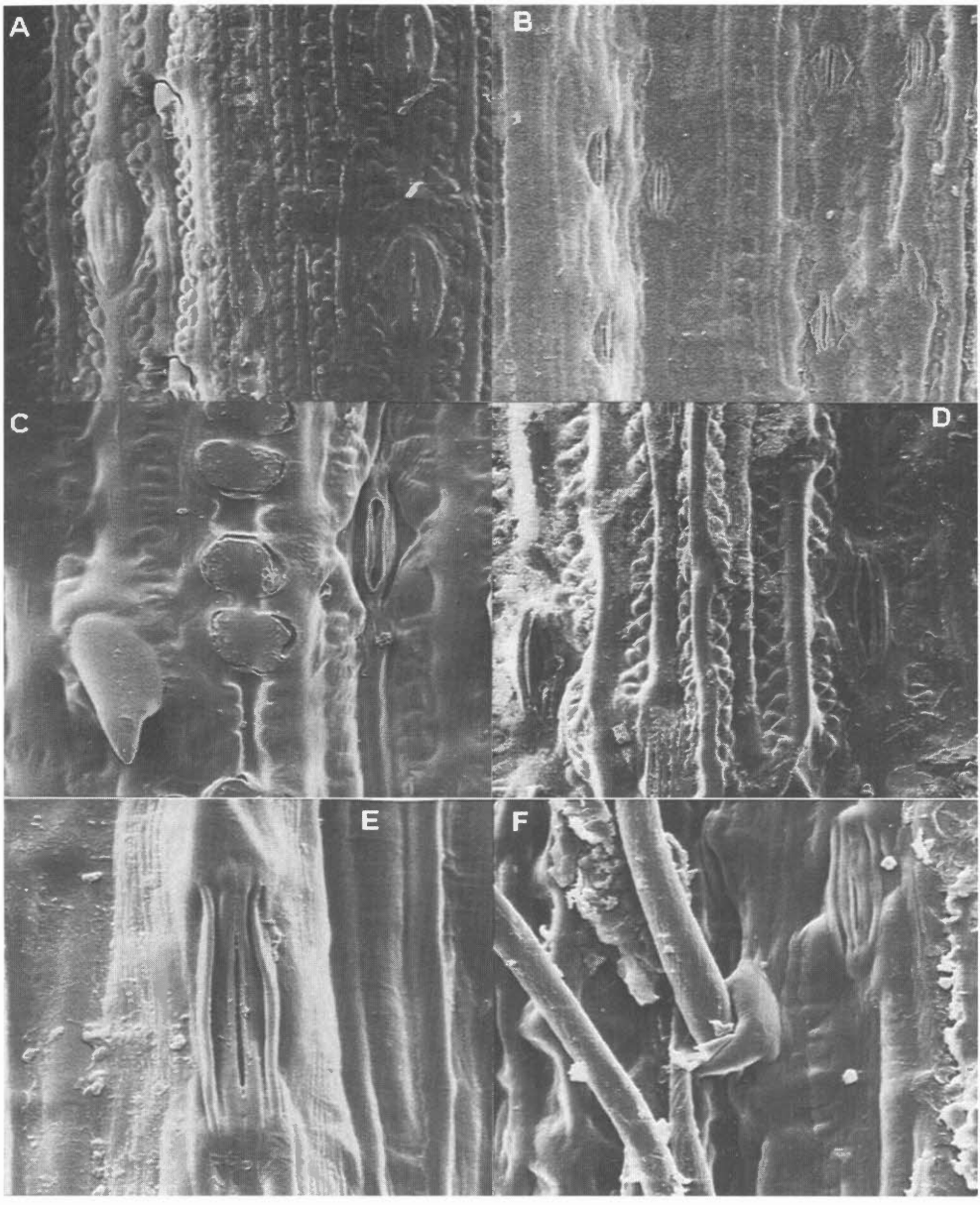

Figura 2. Aparatos estomáticos de la lámina foliar de *Axonopus*. **a**. *A. brasiliensis*, estomas con células subsidiarias en forma de domo, superficie abaxial (x 500) (*Calderón et al. 2575*, US); nótense además, dos micropelos con sólo la célula basal, **b**. *A. capillaris*, distribución de estomas en la superficie abaxial (x 500) (*García-Barriga 4588*, COL), **c**. *A. chaseae*, detalle de estoma, cuerpos de sílice y asperezas en la superficie abaxial (x 1000) (*Davidse et al. 12220-A*, MO), **d**. *A. senescens*, vista general de estomas y células largas intercostales en la superficie abaxial (x 600) (*Blydenstein & Saravia 1098*, COL), **e**. *A. triglochinoides*, detalle de un estoma de la superficie abaxial (x 2000) (*Davidse 16826*, COL), **f**. *A. zuloagae*, detalle de un estoma y de la base de un macropelo de la superficie adaxial (x 1000) (*Giraldo-Cañas 2588*, COAH).

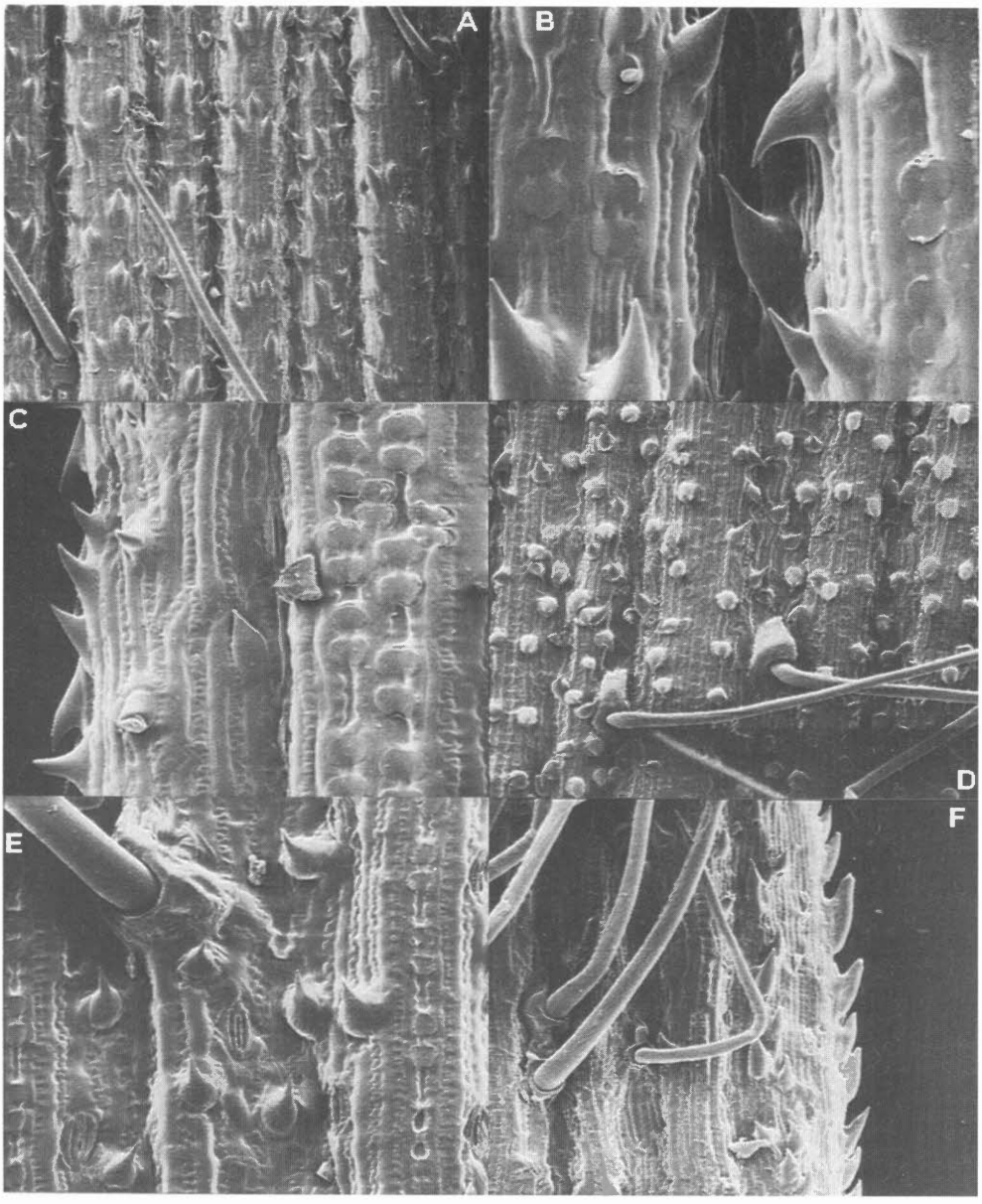

Figura 3. Asperezas en la lámina foliar de *Axonopus*. **a**. *A. anceps*, asperezas en la superficie abaxial (x 200) (*Lægaard & Mayorga 17500*, COL), **b**. *A. anceps*, asperezas de la superficie abaxial (x 1000) (*Lægaard & Mayorga 17500*, COL), **c**. *A. chaseae*, asperezas marginales y cuerpos de sílice en la superficie adaxial, nótese además la célula basal de un micropelo (x 500) (*Davidse et al. 12220-A*, MO), **d**. *A. flabelliformis*, asperezas en la superficie abaxial, nótense además los macropelos de base tuberculada (x 200) (*Philipson 2392*, COL), **e**. *A. morronei*, detalle de las asperezas de las zonas intercostales y base tuberculada de un macropelo de la superficie adaxial (x 500) (*Giraldo-Cañas & López 2624*, COAH), **f**. *A. pennellii*, detalle de las asperezas marginales y macropelos de la superficie adaxial (x 200) (*Saravia 2672*, COL).

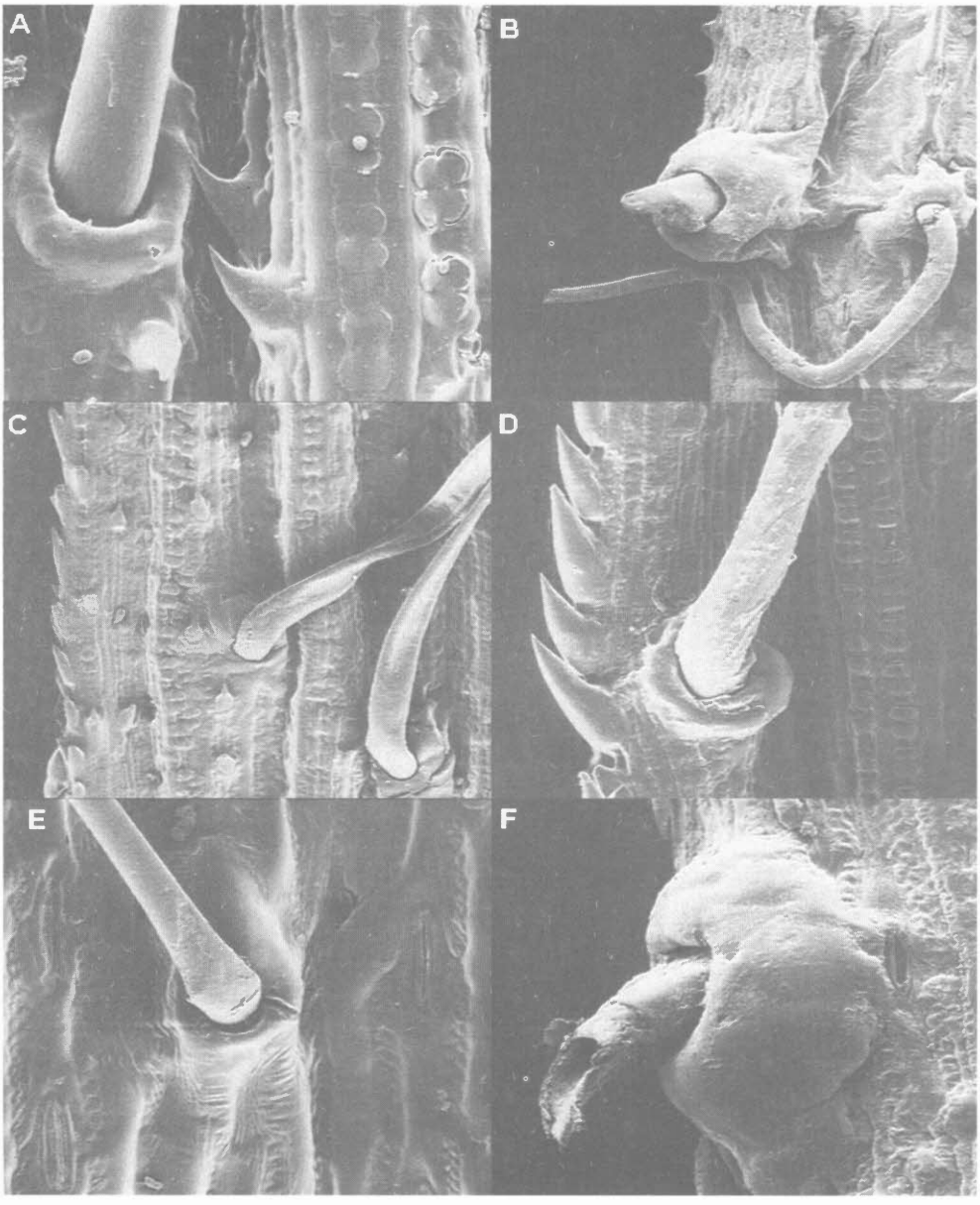

Figura 4. Macropelos en la lámina foliar de *Axonopus*. **a**. *A. anceps*, base de un macropelo de la superficie adaxial, nótense además las asperezas y los cuerpos de sílice (x 1000) (*Lægaard & Mayorga 17500*, COL), **b**. *A. chrysoblepharis*, base de dos macropelos de la superficie abaxial (x 200) (*Cuatrecasas 7649*, US), **c**. *A. chaseae*, dos macropelos y asperezas de la superficie abaxial (x 200) (*Davidse et al. 12220-A*, MO), **d**. *A. pennellii*, base de un macropelo y asperezas marginales en la superficie abaxial (x 400) (*Saravia 2672*, COL), **e**. *A. scoparius*, base de un macropelo de una zona intercostal y estomas en la superficie abaxial (x 400) (*Giraldo-Cañas 2640*, SI), **f**. *A. senescens*, base de un macropelo marginal, nótense además las células largas intercostales, superficie adaxial (x 500) (*Blydenstein & Saravia 1098*, COL).

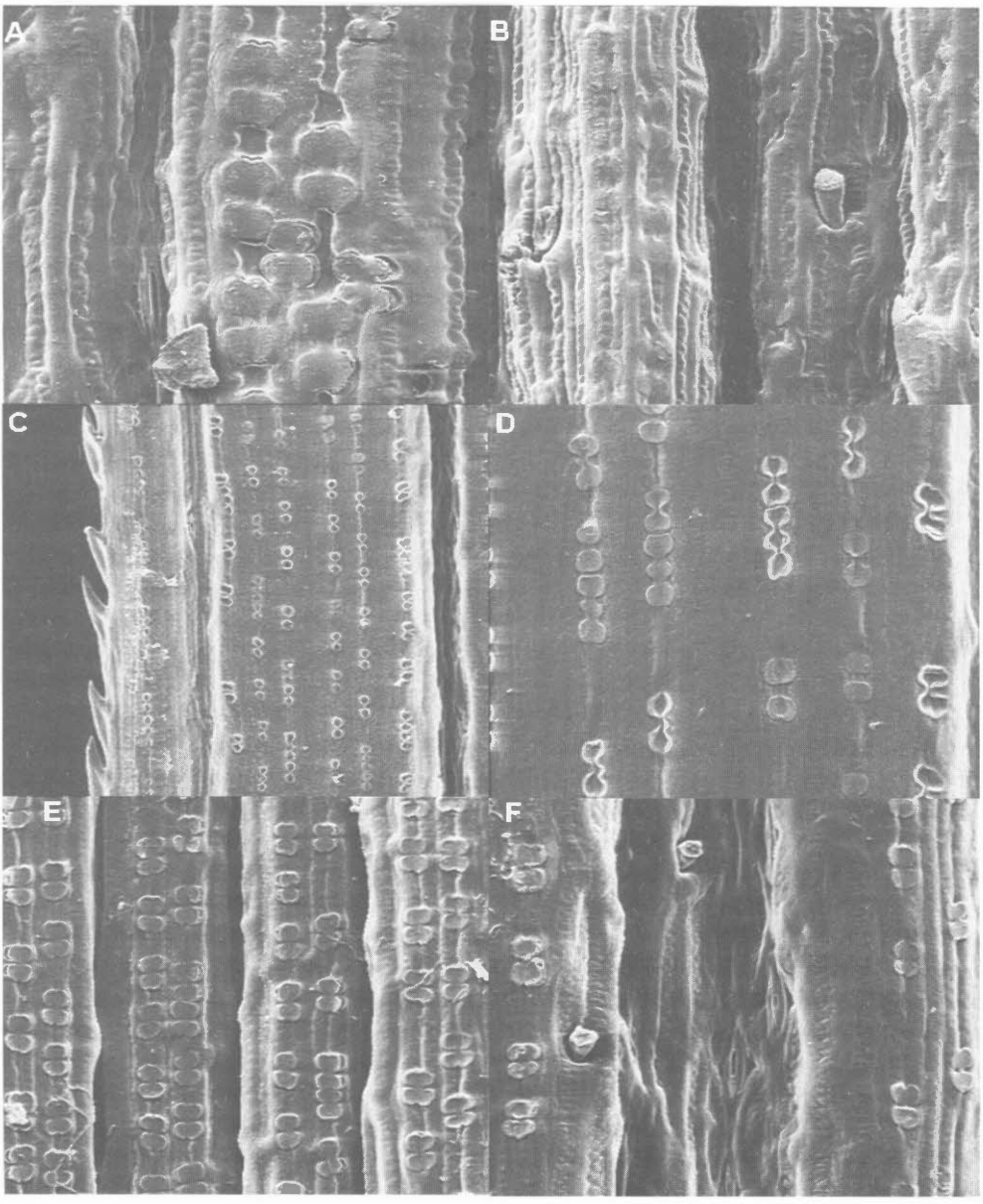

Figura 5. Cuerpos de sílice en la lámina foliar de *Axonopus*. **a**. *A. chaseae*, superficie adaxial (x 700) (*Davidse et al. 12220-A*, MO), **b**. *A. leptostachyus*, cuerpos de sílice y célula basal de un micropelo de la superficie adaxial (x 500) (*Hermann 10950*, US), **c**. *A. schultesii*, distribución de los cuerpos de sílice en la superficie adaxial (x 200) (*Giraldo-Cañas & López 2551*, SI), **d**. *A. schultesii*, detalle de los cuerpos de sílice de la superficie adaxial (x 500) (*Giraldo-Cañas & López 2551*, SI), **e**. *A. zuloagae*, distribución de los cuerpos de sílice en la superficie adaxial (x 400) (*Giraldo-Cañas & López 2588*, COAH), **f**. *A. zuloagae*, vista general de la superficie abaxial, mostrando cuerpos de sílice, estomas y célula basal de dos micropelos (x 500) (*Giraldo-Cañas & López 2588*, COAH).